# Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg.[1]

## (V.)

## Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse[2]

von

**J. Wiesner,**
w. M. k. Akad.

(Mit 4 Tafeln und 3 Textfiguren.)

Seit dem Jahre 1868 bin ich mit Untersuchungen über diese häufige, auffallende, aber trotzdem bis dahin übersehene Erscheinung des Pflanzenlebens beschäftigt.[3]

Im Laufe der Jahre habe ich von Zeit zu Zeit meine die Anisophyllie betreffenden Wahrnehmungen mitgetheilt, zuletzt in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft,[4] wo

---

[1] Über die Motivirung des fortlaufenden Haupttitels dieser Reihe von Abhandlungen siehe die IV. Mittheilung. Diese Sitzungsberichte, Bd. 103, (1894), S. 401.

[2] Eine kurze Mittheilung über einige hier vorgebrachte Fälle von Anisophyllie unter Demonstration der betreffenden aus Java mitgebrachten Pflanzen erfolgte bei der letzten Naturforscherversammlung in Wien (1894; Section für Anatomie und Physiologie der Pflanzen) und ging infolge dessen in die Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft (1894, Generalversammlungsheft) über.

[3] Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Form- und Grössenverhältnisse der Blätter. Diese Sitzungsberichte, Bd. 58 (5. November 1868). Daselbst auch der Hinweis auf die gleichzeitig und unabhängig von mir erfolgte Entdeckung der Anisophyllie durch Hofmeister und Frank. Ich werde diese Abhandlung im Nachfolgenden unter dem abgekürzten Titel: »Einfluss der Erdschwere« citiren.

[4] Bd. X (1892), S. 552 ff.

ich den Nachweis lieferte, dass nicht nur im Sinne der Lothrechten wirksame Kräfte und Einflüsse an dem Zustandekommen dieser Erscheinung sich betheiligen, sondern auch Organisationseinflüsse zur Geltung kommen, indem die äusseren Blätter des anisophyllen Sprosses, d. i. die vom Mutterspross abgekehrten Blätter des anisophyllen Sprosses, unabhängig von der ungleichen Wirkung äusserer Kräfte und Einflüsse, zu relativ stärkerer Ausbildung gelangen. Diese Eigenthümlichkeit der seitlichen Sprosse, ihre äusseren Glieder stärker als ihre inneren zu entwickeln, habe ich mit dem Namen Exotrophie bezeichnet.

Nach den bis dahin gewonnenen Erfahrungen konnte ich aussagen, dass die Anisophyllie theils auf die Wirkung äusserer Kräfte und Einflüsse, theils auf Exotrophie zurückzuführen ist.[1]

Während meines Buitenzorger Aufenthaltes habe ich, obgleich mit zahlreichen anderen Studien beschäftigt, die Frage der Anisophyllie nicht aus dem Auge gelassen, in der Hoffnung, nicht nur neue Formen oder doch neue interessante Vorkommnisse dieser Erscheinung kennen zu lernen, sondern auch, um den Ursachen und der biologischen Bedeutung derselben weiter nachzugehen.

Die Mannigfaltigkeit der tropischen Pflanzenwelt, das vielfach eigenartige, nicht selten extreme Verhalten der dortigen Gewächse, der rasche und intensive Ablauf der Vegetationsprocesse; all dies liess schon von vornherein der Hoffnung Raum, nach den beiden genannten Richtungen die Kenntniss der Anisophyllie fördern zu können.

Im Besonderen schien es mir, als würde auch die Verbreitung der Anisophyllie unter den Gewächsen der Tropen einiges Licht werfen können auf das Zustandekommen und die biologische Bedeutung dieser Erscheinung. In dieser Beziehung möchte ich gleich auf die auffällige Thatsache hinweisen, welche weiter unten genauer zu erörtern sein wird, dass unter den (immergrünen) Holzgewächsen des feucht-

---

[1] Siehe auch Wiesner, Biologie (Wien 1889), S. 35 und Wiesner, Über die Anisomorphie der Pflanze. Diese Sitzungsberichte, Bd. 101 (1892), S. 694 ff.

heissen tropischen Gebietes die Anisophyllie seltener oder in geschwächteren oder in total verschiedenen Formen auftritt im Vergleiche mit den sommergrünen Laubhölzern unserer heimatlichen Flora.

Wie die vorangegangenen »Pflanzenphysiologischen Mittheilungen aus Buitenzorg«, so wird auch die vorliegende lehren, dass durch die im tropischen Gebiete unternommenen physiologischen Studien nicht nur ganz neue Thatsachen zu Tage gefördert werden, was die nachfolgenden Daten über die ternifoliaten Gardenien und über die »laterale Anisophyllie« belegen, sondern dass die dort angestellten Beobachtungen auch auf bisher unbekannt gebliebene Verhältnisse unserer Vegetation hinweisen. So konnte ich beispielsweise zeigen, dass die in höchst auffälliger Art in den Tropen beobachtete »laterale Anisophyllie« auch unter unseren Gewächsen zu finden ist, freilich in so abgeschwächter und infolge dessen in so versteckter Form, dass deren Auffindung in unseren Gebieten ohne den durch Pflanzen der tropischen Vegetation gegebenen Fingerzeig wohl kaum möglich gewesen wäre.

## I. Über eine extreme Form der Anisophyllie bei den in die Gruppe »Ternifoliae« gehörigen Gardenien.

Zu der artenreichen Gattung *Gardenia* (aus der Familie der Rubiaceen), von welcher schon zu Teijsmann's Zeiten in Buitenzorg an zwanzig Species[1] cultivirt wurden, gehört eine Gruppe, welcher man den Namen »Ternifoliae« gegeben hat.[2] An den Pflanzen derselben scheint das Laub isophyll und in dreigliedrigen Wirteln angeordnet zu sein. Auch machen die Laubsprosse der genauer bekannten Arten den Eindruck, als wäre ihre Verzweigung eine monopodiale.

Allein meine Untersuchungen haben, wie sich gleich herausstellen wird, gezeigt, dass keine dreigliedrigen Blattwirtel bei diesen Gardenien vorkommen, vielmehr lehrt die Entwicklungsgeschichte, dass auch bei den ternifoliaten Gar-

[1] Catalogus plantarum quae in horto bot. Bogoriensi coluntur, von Teijsmann und Binnendijk. Batavia 1866.

[2] De Candolle, Prodromus, 4 (1830), p. 382.

denien, wie bei allen anderen Gardenien die Laubblätter in gekreuzt-gegenständiger Anordnung auftreten, ferner dass das Laub zum Theile anisophyll ist, endlich dass die Verzweigung, wenigstens der von mir untersuchten Arten, niemals monopodial ist, sondern sympodial, oder bei unechter Dichotomie die Tendenz zu sympodialem Aufbau vorhanden ist.

Zu den ternifoliaten Gardenien gehören folgende Species: *Gardenia ternifolia* Thoun., *G. triacantha* D. C., *G. medicinalis* Vahl.[1] und *G. (Rothmannia) Stanleyana* Hook.[2]

In Buitenzorg hatte ich Gelegenheit, *Gardenia Stanleyana* Hook. und *G. Palenkahuana* Teijsm. et Binnend., welche letztere, noch ungenau gekannte Art, zweifellos auch in die Gruppe »Ternifoliae« zu stellen ist, zu beobachten.

1. *Gardenia Stanleyana* stammt aus den tropischen Gebieten Asiens und Afrikas[3] und wird im Buitenzorger botanischen Garten in zwei Exemplaren gezogen, welche während meiner dortigen Anwesenheit (und zwar in den Monaten Januar und Februar) ihre grossen, tief braun-violetten Blüthen entwickelten.[4] (Siehe Tafel I.)

Die aufstrebenden Sprosse dieses, so viel ich gesehen habe, strauchartig sich entwickelnden Holzgewächses erscheinen bei flüchtiger Betrachtung mit dreiblättrigen Wirteln besetzt. In jedem dieser Laubblattwirtel erscheint bei genauer Beobachtung eines der Laubblätter etwas höher als die beiden anderen situirt und gehört überhaupt einem anderen Internodium als die beiden anderen an. Durch die Entwicklungsgeschichte lässt sich zeigen, dass sämmtliche Laubblätter und Laubblattanlagen dieser *Gardenia*, wie dies die nicht ternifoliaten Gardenien sofort erkennen lassen, gegenständig sind.

Verfolgt man nämlich die Entwicklung eines Sprosses dieser *Gardenia*, so ergibt sich, dass am Vegetationspunkte zwei gegenständige Laubblätter angelegt werden. Dieselben

---

1 De Candolle, l. c. p. 382.

2 Edwards, Botan. Regist. (1845), S. 47. Abbildung der *G. Stanleyana* in Curtis, Bot. Magazin, Taf. 4185.

3 Teijsmann und Binnendijk, Cat. Hort. Bogor., l. c. p. 119.

4 Wurde schon zu Teijsmann's Zeiten in Buitenzorg cultivirt.

entwickeln sich zu Laubblättern, in deren Achseln je ein Laubspross entsteht und zur Ausbildung gelangt, während der sich weiter entwickelnde Terminaltrieb mit einer Blüthe abschliesst und gestaucht erscheint. Unterhalb der Blüthe dieses verkürzten Terminalsprosses wurde ein Blattpaar angelegt, von welchem aber nur ein Blatt als Laubblatt sich ausbildet. Dieses eine Blatt stimmt in Form, Grösse und innerer Ausbildung mit den beiden früher genannten Blättern überein und bildet mit diesen einen dreiblättrigen Scheinquirl. Die diesem Laubblatte gegenüberstehende Blattanlage verkümmert und ist im ausgebildeten Zustande des Sprosses entweder gar nicht mehr zu sehen oder nur als ein kleines Schüppchen ausgebildet.

Das eine Laubblatt des blüthentragenden Terminalsprosses steht an der Aussenseite des Muttersprosses, das verkümmerte an der Innenseite; ersteres ist aufgerichtet, letzteres nach abwärts gewendet. Schon die Lage des grossen Laubblattes weist auf Exotrophie hin, und die aufgerichtete oder aufstrebende Stellung desselben lehrt, dass äussere Kräfte und Einflüsse nicht die Ursache der Anisophyllie des genannten Blattpaares sein können, denn wäre dies der Fall, so müsste die Lage der Blätter dieses Paares gerade die umgekehrte sein. Hier liegt also ein extremer Fall von Anisophyllie vor, indem von einem Blattpaare nur ein Blatt normal ausgebildet wird, das andere hingegen bis zum Verschwinden reducirt sein kann. Aus der Lage des einen grossen Blattes zum Horizont und zur Abstammungsaxe ergibt sich, dass wir es hier mit einem merkwürdigen Grenzfall der Anisophyllie zu thun haben, welcher gänzlich unabhängig von äusseren Kräften zu Stande kommt und einzig und allein auf Exotrophie beruht.

Dass das grosse Laubblatt an der Aussenseite des Sprosses steht, wird erst durch den thatsächlich vorhandenen sympodialen Aufbau der Axe dieser Pflanze verständlich. Auch bedarf es einer Erklärung, warum das äussere Blatt (das grosse Laubblatt) aufgerichtet ist, da ja an Seitensprossen die äusseren Blätter die unteren sind.

Die beiden oben genannten gegenständigen Axillarsprosse entwickeln sich in ungleichem Maasse: einer setzt an Stelle des terminalen, blüthentragenden Sprosses die Axe fort, der andere bleibt in der Entwicklung zurück und macht, da er zur Seite geschoben wird, den Eindruck eines Seitensprosses. Denselben Eindruck macht auch der gleichfalls zur Seite gedrängte blüthentragende Terminalspross. Es hat also den Anschein, als würde die Verzweigung der Sprosse der *Gardenia Stanleyana* eine monopodiale sein, thatsächlich liegt aber eine sympodiale Verzweigung vor, da das eben geschilderte Verhalten der Verzweigung sich in den oberen Stockwerken der Sprosse wiederholt, mit der kleinen Abänderung, dass manchmal die Blüthe am terminalen Spross unterdrückt wird.

Jedes Internodium der sympodialen Axe ist also im Vergleiche zu dem zunächst stehenden, älteren, tiefer situirten Internodium ein Seitenspross, und nunmehr wird es verständlich sein, dass man von der Aussenseite eines Internodiums der genannten Axe reden könne.

Indem nun der terminale Blüthenspross zur Seite geschoben wird und aus der nahezu verticalen Lage, über diese hinaus, in die horizontale oder geneigte kommt, wird es ganz verständlich, dass das äussere Blatt, sonst am Seitenspross das untere, zum oberen wird.

Ich möchte noch darauf hinweisen, dass auch das Auftreten der isophyllen Blattpaare an der *Gardenia Stanleyana* gar keine Besonderheit ist, vielmehr dem gewöhnlichen Verhalten anisophyller Sprosse bei decussirter Blattanordnung entspricht, wie folgende Auseinandersetzung klar machen wird.

Aus der Blattachsel kommt ein Spross hervor, dessen unterstes Stengelglied an seinem oberen Ende die beiden gleich grossen Laubblätter trägt. Dieses erste Blattpaar ist aber bei den mit decussirt angeordneten Blättern versehenen Sprossen gewöhnlich lateral und deshalb, wenn keine Lageänderungen des Internodiums eintreten, isophyll. Das nächste Blattpaar ist hingegen median gestellt, und damit sind die Bedingungen der Anisophyllie gegeben: das äussere Blatt dieses median gestellten Paares wird infolge Exotrophie zum grösseren.

Dies ist aber das oben genannte unterhalb der Blüthe stehende Blattpaar mit wahrhaft exorbitanter Anisophyllie.

Es ist noch zu erwähnen, dass an dem blüthentragenden Sprossende zwischen der Blüthe und dem anisophyllen Blattpaare hin und wieder mehrere gegenständig angeordnete Blattschüppchen auftreten, welche in ihrer Ausbildungsweise etwa dem verkümmerten Blättchen des anisophyllen Paares zu vergleichen sind.

2. *Gardenia Palenkahuana* (Taf. II und III) ist eine baumartige, aus Menado stammende, von Teijsmann und Binnendijk aufgestellte Species, welche im botanischen Garten zu Buitenzorg cultivirt wird. In der Literatur konnte ich die Beschreibung dieser *Gardenia* nicht ausfindig machen, obgleich mir Herr Director Treub wohl alle botanischen Schriften, welche die Heimat dieses Baumes betreffen, und alle von den beiden Autoren herrührenden Publicationen zur Verfügung stellte. Im Garten sowohl, als in den Katalogen desselben ist aber dieser Baum, wie jeder andere daselbst cultivirte Baum, so fixirt, dass eine Verwechslung mit einer anderen *Gardenia* oder einem anderen Gewächse nicht vorkommen kann. Da dieser Baum in der Ausbildung seiner Vegetationsorgane und in der Stellung der Blüthensprosse im Wesentlichen der *Gardenia Stanleyana* und den oben genannten übrigen Gardenien gleicht, vor Allem mit dreigliedrigen Blattwirteln besetzt erscheint, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass derselbe in die Gruppe »Ternifoliae« zu stellen ist.

Gegenüber der *Gardenia Stanleyana* ergeben sich in Bezug auf die morphologischen Verhältnisse der Laubsprosse nur geringe Unterschiede. Da die in den Achseln der gegenständigen Blätter entstehenden Sprosse oft nahezu gleich entwickelt sind und zudem die Blüthe des terminalen Sprosses oder auch dieser selbst häufig verkümmert, so werden trotz der (unechten) dreigliedrigen Blattwirtel Verzweigungen ausgebildet, welche den Charakter falscher Dichotomieen an sich tragen.

Doch ist die Tendenz zu sympodialer Ausbildung der Sprosse auch bei *Gardenia Palenkahuana* fast an jedem Sprosse unverkennbar, selbst wenn falsche Dichotomieen gebildet werden, in welchem Falle einer der beiden gegen-

ständigen Äste stärker als der andere sich entwickelt. Es haben diese Sympodien einen verschiedenen Habitus, indem sie entweder jenen der *Gardenia Stanleyana* oder einem mit dreiblättrigen Wirteln besetzten Monopodium gleichen, an welchem alternirende Blattknospen auftreten. Diese abwechselnd angeordneten Knospen entsprechen aber nicht, wie es den Anschein hat, Axillarknospen, sondern den terminalen Endknospen, welche indess gewöhnlich keine Blüthen tragen. Einer der Axillarsprosse setzt das Sympodium fort, der andere ist verkümmert.

Die äussere Form der Laubsprosse dieser *Gardenia* erscheint sehr vielgestaltig; aber immer ist dieselbe auf den oben beschriebenen Typus zurückzuführen.

Einige dieser auf den ersten Blick sehr verwickelt erscheinenden Formen sind auf den Tafeln II und III abgebildet, deren Figuren in Buitenzorg von dem Zeichner des botanischen Gartens, dem Javanen Kromo Hardjo, auf das Genaueste nach der Natur gezeichnet wurden.

Den Figuren ist zu entnehmen, dass das Laubblatt des am terminalen Triebe stehenden anisophyllen Blattpaares stets kleiner ist als die Blätter des unmittelbar benachbarten Paares. So habe ich es an allen von mir beobachteten Zweigen gesehen, während bei *Gardenia Stanleyana* die zu einem Scheinwirtel gehörigen Blätter anscheinend gleich, thatsächlich aber nur nahezu gleich gross sind. Es kommt hier nämlich häufig vor, dass das Blatt des anisophyllen Paares etwas grösser ist als die beiden benachbarten Blätter des Scheinwirtels. Doch lässt sich dies, da der Unterschied nur ein geringer ist, erst durch Messung constatiren.

Den beiden die *Gardenia Palenkahuana* betreffenden Tafeln ist auch zu entnehmen, dass die Terminalsprosse manchmal so weit verkümmern können, dass an denselben das anisophylle Blattpaar fehlt; in diesem Falle endet der Spross mit einem gegenständigen Blattpaare, und die Terminalknospe erscheint normal, nämlich thatsächlich terminal.

Die oft sehr auffälligen, an den Zweigenden auftretenden falschen Dichotomieen sind, da es sich um ein leicht verständliches morphologisches Verhältniss handelt, nicht durch

Zeichnung wiedergegeben worden. Eine richtige Vorstellung von den hier auftretenden falschen Dichotomieen lässt sich indess durch die Figuren der Taf. II und III gewinnen. Um die Zeichnungen nicht zu compliciren, wurden zu den Abbildungen nur Sprosse gewählt, deren terminale Triebe keine Blüthen tragen.

Die ternifoliaten Gardenien bieten, wie schon oben erwähnt wurde, einen Fall von Anisophyllie dar, welcher zweifellos gänzlich unabhängig von äusseren Kräften und Einflüssen zu Stande kommt.

Schon in meiner ersten Abhandlung über Anisophyllie[1] habe ich einige merkwürdige Fälle von Anisophyllie beschrieben, bei deren Zustandekommen Organisationseigenthümlichkeiten das ausschlaggebende Moment bilden. Ich habe diese relativ selten vorkommende Erscheinung zum Unterschiede von der gewöhnlichen Anisophyllie als habituelle Anisophyllie bezeichnet und als mir bekannt gewordene hiehergehörige Beispiele *Goldfussia anisophylla* Nees, *Centradenia rosea* Lindl. und eine noch nicht beschriebene ostasiatische *Urtica* aus den Schönbrunner Gewächshäusern angeführt und in Kürze beschrieben.

Ich habe damals schon gezeigt, dass hier der Hauptsache nach ein in der Organisation der Pflanze begründetes Verhältniss vorliegt, welches durch Änderung der im Sinne der Verticalen thätigen Kräfte und Einflüsse wohl modificirt, aber selbst durch die denkbar vollkommenste Änderung, nämlich durch die Umkehrung, nicht aufgehoben, geschweige denn umgekehrt werden kann.

Später hat Göbel[2] in einer bekannten, sehr inhaltsreichen Abhandlung, den von mir vorgeschlagenen Namen acceptirend, im Anschlusse an meine Beobachtungen einige Fälle von habitueller Anisophyllie näher beschrieben. Seine Beobachtungen beziehen sich auf *Goldfussia anisophylla* und *glomerata, Centradenia rosea* und *grandifolia*, ferner auf einige Moose und Gefässkryptogamen. Auch Göbel findet, dass die Haupt-

[1] Einfluss der Erdschwere, S. 13 ff.

[2] Botan. Zeitung, 1880, S. 839—844.

ursache der habituellen Anisophyllie nicht in der Lage zum Horizont, sondern in einem Organisationsverhältniss (Dorsiventralität) begründet sei. Wenn auch Göbel ausdrücklich hervorhebt, dass die Schwerkraftwirkung hier ganz unbetheiligt ist, so scheint er doch dem Lichte nicht jeden Einfluss auf das Zustandekommen der habituellen Anisophyllie abzusprechen. Er sagt nämlich,[1] dass sich die Ungleichblättrigkeit von *Goldfussia* vermindern lässt, wenn man Ableger aufrecht einpflanzt oder auf einem Drehwerk längere Zeit allseitiger Beleuchtung aussetzt. Da diese Stelle im Zusammenhange mit der Beeinflussung der Anisophyllie von *Selaginella* durch das Licht (nach Hofmeister's Beobachtungen) gebracht ist, so möchte daraus abzuleiten sein, dass eine gewisse Beeinflussung der habituellen Anisophyllie durch das Licht nach Göbel stattfindet. Im Zusammenhalte mit Göbel's Äusserung (S. 840), dass die Anisophyllie zum Lichte nicht in causaler Beziehung stehe,[2] ist mir seine diesbezügliche Ansicht nicht ganz klar geworden; doch scheint es mir, dass auch nach Göbel eine schwache Abänderung der habituellen Anisophyllie durch äussere Verhältnisse zu ermöglichen sei. Eine viel weiter gehende Abänderung der habituellen Anisophyllie durch Lageänderungen, als mir und wie ich glaube auch Göbel, ist Rosenvinghe[3] bei *Centradenia floribunda* gelungen.

Es ist wohl selbstverständlich, dass auch ich die habituelle Anisophyllie und überhaupt die Anisophyllie, soweit sie auf Organisationsverhältnissen beruht, auf Dorsiventralität zurückführe, aber auf eine bestimmte Form derselben, nämlich auf Exotrophie; es ist dies eben jene Form der Dorsiventralität, bei welcher die an einem Seitensprosse auftretenden, vom Hauptsprosse abgekehrten Blätter (oder allgemein gesagt: Glieder) stärker entwickelt sind als die dem Hauptsprosse zugekehrten.

Bei dem Zustandekommen der habituellen Anisophyllie sind also innere Ursachen und äussere Einflüsse betheiligt,

---

[1] L. c. S. 842.

[2] Dass das Licht bei dem Zustandekommen der Anisophyllie im Spiele sein kann, werde ich weiter unten darlegen.

[3] Revue générale de Botanique, t. I (1889), p. 131.

was übrigens auch bei der gewöhnlichen Anisophyllie der Fall ist. Die habituelle Anisophyllie ist überhaupt von der gewöhnlichen nur dem Grade nach verschieden. Die exorbitante Anisophyllie der ternifoliaten Gardenien unterscheidet sich aber von allen bisher betrachteten Fällen der Anisophyllie dadurch, dass dieselbe von äusseren Einflüssen völlig unabhängig zu Stande kommt. Mit Rücksicht auf die graduelle Verschiedenheit der gewöhnlichen und der habituellen Anisophyllie repräsentirt die Ungleichblättrigkeit der reducirten Terminalsprosse der genannten Gardenien einen Grenzfall. Der entgegengesetzte Grenzfall, dass blos äussere Einflüsse zur Anisophyllie führen, ist bisher noch nicht beschrieben worden; dieser Grenzfall ist aber nicht nur möglich, sondern lässt sich auch künstlich, z. B. durch extreme Beleuchtungsverhältnisse des oberen und unteren Blattes eines Blattpaares herbeiführen, ja ich werde weiter unten einen eclatanten Fall von Anisophyllie vorführen, welcher ausschliesslich durch äussere Einflüsse bedingt wird. Doch muss ich die Darlegung dieser Verhältnisse auf eine spätere Gelegenheit verschieben, um nicht vom Hauptgegenstand dieser Arbeit zu sehr abgelenkt zu werden.

Ich kehre zu den ternifoliaten Gardenien zurück, um mich noch darüber zu äussern, wie man sich das Zustandekommen der hier herrschenden exorbitanten Anisophyllie vorzustellen habe.

Dass äussere Einflüsse bei der Hervorrufung dieser Erscheinung hier ausgeschlossen sind und bloss Exotrophie als Ursache anzunehmen ist, wurde bereits oben auseinandergesetzt. Allein man wird sich wohl die Vorstellung bilden müssen, dass diese extreme Anisophyllie erblich überkommen und durch successive Ausbildung phylogenetisch entstanden ist, ferner dass sie sich hervorgebildet hat aus der nicht nur den übrigen (nicht ternifoliaten) Gardenien, sondern den Rubiaceen eigenthümlichen isophyllen, mit decussirter Stellung verbundenen Blattbildung.

Die eigenthümliche Art der Laubbildung der ternifoliaten Gardenien dürfte wohl als eine zweckmässige Einrichtung aufzufassen sein, welche dazu bestimmt ist, die assimilirende

Laubfläche in einer der Pflanze am meisten zusagenden Weise zu vergrössern. Betrachtet man die in fixer Lichtlage befindlichen Blätter, so erkennt man, dass bei der thatsächlich stattfindenden Längenentwicklung der Internodien das verkümmernde Blatt des anisophyllen Paares nicht Raum genug gefunden hätte, um sich ebenso stark wie die Blätter des Scheinquirls auszubilden, oder wenn es ebenso stark wie diese herangewachsen wäre, nicht Licht genug zur normalen Assimilation finden würde.

Im Anschlusse an diese Darlegungen über die Anisophyllie der ternifoliaten Gardenien theile ich einige Beobachtungen und Bemerkungen über temporäres Auftreten exorbitanter Anisophyllie bei einigen unserer Holzgewächse mit.

Eine so exorbitante Anisophyllie wie die der genannten Gardenien ist als eine die ganze Laubregion eines Holzgewächses beherrschende Bildung bisher noch nicht beobachtet worden, wohl habe ich aber schon vor längerer Zeit[1] auf einige ähnliche Fälle aufmerksam gemacht, die aber nur hin und wieder auftreten und an eine bestimmte Entwicklungszeit gebunden sind. Ich habe damals gezeigt, dass bei mehreren Gewächsen (*Cornus sanguinea*, *Philadelphus coronarius*, *Fraxinus excelsior* u. e. a.) gegen das Ende der Vegetationsperiode am Sprossende Blattpaare gebildet werden, deren Blätter in der Grösse und im Gewichte weitaus mehr differiren als die älteren, und bei *Fraxinus* fand ich sogar, dass das obere Blatt des letzten, unmittelbar an die terminale Winterknospe angrenzenden Blattpaares als Tegment (Knospendecke), hingegen das untere als kleines, aber völlig normales Laubblatt ausgebildet ist.

Dass die an den Sprossenden im Herbste gebildeten Blätter eines Paares eine grössere Differenz in der Massenentwicklung zu erkennen geben, als die vorher gebildeten, erklärt sich aus dem Umstande, dass die ersteren die ihrer Anlage entsprechende Lage beibehalten, die älteren aber mehr oder minder vollständig unter Drehung der Internodien bei

[1] Einfluss der Erdschwere etc., S. 13 und 19.

Annahme der fixen Lichtlage die laterale Anordnung anstreben und dabei mehr oder minder vollkommen in eine Ebene gelegt erscheinen. Durch diese Stellung wird die Ungleichheit in der Lage der Blätter zum Horizont aufgehoben, was für das Zustandekommen der Anisophyllie ein ungünstiges Verhältniss ist, soferne hier nur die Exotrophie, nicht aber eine je nach der Lage der Blätter zum Horizonte ungleiche Beeinflussung durch äussere Kräfte zur Geltung kommen kann. Es ist nun wohl leicht einzusehen, dass die Herbstblätter, falls sie median gestellt sind, eine stärkere Anisophyllie darbieten müssen als die in der fixen Lichtlage lateral gestellten und hiebei in eine Ebene gebrachten Sommerblätter, da bei den ersteren zu den Einflüssen der Lage zum Horizont sich, und zwar bei jedem zweiten Blattpaar, noch der Einfluss der Exotrophie gesellen muss.

Durch meine Beobachtungen über die exorbitante Anisophyllie der ternifoliaten Gardenien angeregt, habe ich die vor Jahren gemachten Wahrnehmungen über temporär auftretende exorbitante Anisophyllie wieder aufgenommen und dieselbe noch an zahlreichen anderen Holzgewächsen aufgefunden.

Ich will aber, um nicht allzusehr abzuschweifen, nur einige Beobachtungen anführen, welche mir besonders interessant erscheinen. Was ich nämlich früher schon an *Fraxinus* beobachtete, fand ich hin und wieder auch bei *Cornus sanguinea* und *Sambucus nigra*, nämlich dass das obere Blatt eines im Spätherbste zur Entwicklung gekommenen Blattpaares zum Tegmente wurde, sich also in nichts von den äusseren, reducirten Blättern einer Winterknospe unterscheidet, das andere aber zum Laubblatt sich ausgebildet hatte. Eine andere Beobachtung betrifft *Viburnum Lantana*. An aufrechten isophyllen Sprossen dieses Strauches sind die Blätter je eines Paares gleich, auch die des letzten im Herbste gebildeten Paares. Im Spätherbste (Ende October) sind diese Blätter des letzten Paares entweder gleich den übrigen flächenförmig ausgebreitet oder, entsprechend einem früheren Entwicklungsstadium, nach innen eingerollt und stark filzhaarig. Betrachtet man hingegen die Blätter der im Herbste zuletzt gebildeten Blattpaare an schiefen anisophyllen Sprossen, so erkennt man,

dass dieselben nicht nur in der Grösse, sondern auch im Entwicklungsgrade von einander abweichen, indem die unteren (äusseren) den oberen (inneren) in der Entwicklung voraneilen. Sehr häufig ist das untere Blatt eines solchen Paares bereits ausgebreitet, während das obere noch eingerollt ist. Ich habe derartige Entwicklungsunterschiede gleich alter, im Spätherbste gebildeter Blätter auch an mehreren anderen Holzgewächsen beobachtet, allein bei keinem anderen trat mir der Unterschied so anschaulich entgegen wie bei *Viburnum Lantana*. Es ist viel wahrscheinlicher, dass die Lage der Blätter eines solchen Paares zum Muttersspross (Exotrophie) die Ursache der so stark differenten Ausbildung des äusseren (unteren) und inneren (oberen) Blattes bildet, als die ungleiche Lage zum Horizonte. Ich muss mich hier begnügen darauf hinzuweisen, dass, wie ich schon früher mittheilte,[1] die Exotrophie allerdings auf erblich festgehaltenen Eigenthümlichkeiten beruht, dass aber im Laufe der Weiterentwicklung des betreffenden Organs eine Steigerung seiner Exotrophie durch einseitig begünstigte Ernährung sich einstellt. Man darf annehmen, dass am Ende der Vegetationsperiode, mit dem Eintritte ungünstiger Vegetationsbedingungen, die ungleiche Ernährung des äusseren und des inneren Blattes eine so ungleiche Entwicklung derselben bedingt, dass das erstere zum Laubblatt, das letztere zum Tegment werden kann. Einige von mir angestellte Beobachtungen geben der Vermuthung Raum, dass die Zufuhr des Wassers zu dem oberen Blatte eines im Herbste gebildeten endständigen Paares früher als die zum unteren Blatte sistirt wird, wodurch das letztere verkümmert oder vergleichsweise in der Entwicklung zurückbleibt. Spätere, diesem speciellen Gegenstande gewidmete Untersuchungen werden zu entscheiden haben, ob die hier vorgetragene Meinung berechtigt ist.

Endlich möchte ich noch erwähnen, dass bei einigen Holzgewächsen mit gekreuzt-gegenständiger durch die Lichtlage zweireihig-lateral gewordener Blattanordnung im Herbste Blattpaare entstehen, welche deutlich oder ausgesprochen anisophyll

[1] Über Exotrophie, Ber. der Deutschen botan. Gesellsch., Bd. X, S. 559.

werden. Dies beobachtete ich bei *Syringa persica*, *Ligustrum vulgare* (dessen Sommerblätter hin und wieder eine Spur einer erst durch die Wage zu constatirenden Anisophyllie darbieten), bei *Symphoricarpus racemosa*, *Lonicera tatarica* u. e. a.

Es ist aber dabei zu beachten, dass bei diesen Gewächsen nur jedes zweite Blattpaar, nämlich nur jenes, welches der Anlage nach median steht, anisophyll wird, da nur an diesem Exotrophie vorkommen kann.

## II. Über laterale Anisophyllie.

An schief erwachsenen Laubsprossen von *Strobilanthes scaber* Nees, einer auf Java wild wachsenden,[1] in Buitenzorg cultivirten Acanthacee, habe ich die merkwürdige Beobachtung gemacht, dass die bei Annahme der fixen Lichtlage in einer Ebene zu liegen kommenden Blattpaare im hohen Grade anisophyll sind, indem die durchaus lateral stehenden und zweireihig angeordnet erscheinenden Blätter abwechselnd grösser sind, mag man sie in der Richtung von oben nach unten verfolgen, oder mag man je zwei neben einander liegende Blätter unter einander vergleichen. Wenn also beispielsweise an zwei über einander liegenden Blattpaaren rechts und oben das grosse Blatt des anisophyllen Paares zu liegen kommt, so befindet sich links und unten ebenfalls ein grosses Blatt und links oben und rechts unten je ein kleines Blatt des Paares (siehe Taf. IV).

Ohne Studium der Entwicklung dieser Sprosse erscheint diese Form der Anisophyllie geradezu paradox, denn die Blätter erscheinen am fertigen Spross durchaus gleich geneigt gegen den Horizont, und auch Exotrophie ist in diesem Zustande nicht nachweislich, nicht einmal Dorsiventralität; es liegen ja, wie schon gesagt, alle Blätter lateral, in einer Ebene.

Allein die Entwicklung der Sprosse lehrt, dass auch hier ein Fall von Anisophyllie vorliegt.

Um die bei den Laubsprossen dieser Pflanze stattfindenden Verhältnisse möglichst klar darstellen zu können, ist es nothwendig, die Formen der Anisophyllie nach der Lage der sich

---

[1] Catal. plant. hort. Bogor., p. 150.

ungleich, beziehungsweise gleich entwickelnden Blätter der geneigten Sprosse möglichst scharf zu scheiden. Es ist dies umso nothwendiger, als eine derartige Scheidung der Anisophyllie-Formen bisher nicht vorgenommen wurde.

Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei Sprossen mit decussirter Blattanordnung, weil hier je zwei Blätter gleichen Alters und verschiedener Lage mit einander verglichen werden können.

*a)* Der einfachste Fall tritt bei Gewächsen mit grossen, schweren Blättern ein, z. B. bei *Paulownia imperialis*, *Catalpa syringaefolia*, *Aesculus hippocastanum*. Man hat hier abwechselnd lateral und median gestellte Blattpaare vor sich. Das unterste Paar ist stets lateral[1] gestellt, darauf folgt ein median

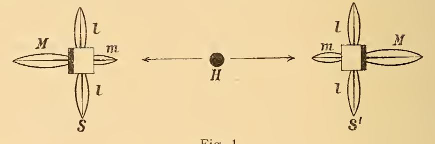



Fig. 1.

Diagramm der Anisophyllie bei decussirter Anordnung der Blätter, wenn die Internodien ungedreht bleiben. *H* Hauptspross, von welchem in der Richtung der Pfeile die Seitensprosse *SS'* ausgehen. *ll*, *ll* lateral gestellte isophyll bleibende Blattpaare. *Mm*, *Mm* median gestellte Blattpaare. *MM* äussere (d. i. von der Mutteraxe *H* abgewendete untere) Blätter, *mm* innere (d. i. der Mutteraxe *H* zugekehrte, obere) Blätter. Die Aussenseite der Seitensprosse, von welchen die grossen Blätter *MM* abgehen, ist durch eine dicke Contourlinie gekennzeichnet.

orientirtes u. s. w. Bei den ersteren liegen die Blätter an den Flanken des Sprosses in gleicher Höhe, das eine rechts, das andere links; sie haben beide eine gleiche Lage gegen den Horizont. Bei den letzteren hingegen sind die beiden Blätter des Paares ungleich gegen den Horizont orientirt, denn an jedem Paare kann man ein unteres (äusseres) und ein oberes (inneres) Blatt unterscheiden. Dieser Lage zufolge ist das laterale Blattpaar isophyll, das mediane anisophyll, die Anisophyllie also eine unvollständige. In voller Strenge ist dieses Verhältniss nur dann realisirt, wenn die lateralen Blätter unter völlig gleichen äusseren Verhältnissen,

[1] Einige charakteristische Ausnahmsfälle seien hier übergangen.

namentlich bezüglich der Beleuchtung, sich entwickelten. Ist dies nicht der Fall, so kann eine Drehung der Internodien eintreten, wodurch die Lage der lateralen Blätter zum Horizont eine ungleiche wird. Die Folge davon ist aber eine schwache Anisophyllie auch der lateralen Blattpaare (siehe Fig. 1).

*b)* Anders liegen die Verhältnisse bei *Goldfussia anisophylla*. Die Blätter sind decussirt angeordnet. Das unterste Internodium ist so orientirt wie im Falle *a*, so dass die Blätter an demselben lateral angeordnet erscheinen. Diese Blätter sind auffallend klein und nahezu gleich gross. Die folgenden sind aber infolge Drehung der Internodien so gestellt, dass keines der Blattpaare und deshalb keines der Blätter mehr median steht. Der Stengel ist vierkantig, und die Mediane geht durch




Fig. 2.

Diagramm der Anisophyllie bei decussirter Blattanordnung, wenn die Internodien eine Drehung um 45° erfahren. *H* Hauptspross, von welchem in der Richtung der Pfeile die Seitensprosse *SS'* ausgehen. *Bb*, *B'b'* auf einander folgende durchaus anisophylle Blattpaare. *BB'* sind die grossen nach aussen (unten) gekehrten, *bb'* die kleinen nach innen (oben) gekehrten Blätter der anisophyllen Paare. Die Aussenseite der Sprosse ist durch dicke Contourlinien sichtbar gemacht.

eine der beiden Diagonalen des Stammquerschnittes, so zwar, dass keine Blattinsertion getroffen wird. Die grossen Blätter der Blattpaare sind sämmtlich nach unten (aussen), die kleinen sämmtlich nach oben (innen), d. i. also gegen die Axe des Muttersprosses gerichtet (siehe Fig. 2). In diesem Falle sind alle Blattpaare anisophyll, die Anisophyllie ist eine vollständige. Die Anisophyllie beherrscht hier (zunächst von dem untersten Blattpaare abgesehen) alle Blattpaare, indem je ein Blatt eines Paares nach aussen, das andere nach innen gewendet ist.[1]

[1] Diese Anordnung der Blätter von *Goldfussia anisophylla* ist bereits von mir (Einfluss der Erdschwere, 1868, S. 14) und später eingehender von Göbel

Die hier geschilderten Verhältnisse treten ausserordentlich prägnant hervor, indem nicht selten, wie ich schon in meiner ersten Mittheilung über diese Pflanze angab, die Oberflächen des grossen und kleinen Blattes eines Paares wie 18 : 1 sich verhalten.[1] Doch macht, wie sowohl ich, als Göbel fand, das unterste Blattpaar jedes Sprosses insoferne eine Ausnahme, als die relativ sehr kleinen Blätter dieses Paares nur geringe Grössenunterschiede darbieten.[2]

*c)* Bei wechselständiger Anordnung, wo also alle Blätter des Sprosses ungleichen Alters sind, ist in der Regel die Anisophyllie nicht oder nur schwach ausgebildet;[3] tritt sie aber auf, so ist sie eine vollständige, indem die Lage zum Horizont und zu der Abstammungsaxe in jedem Blatte in verschiedenem Grade zur Wirkung gelangt. Die Verhältnisse werden hier aber noch dadurch complicirt, dass die Blattgrösse unabhängig von der Lage von der Basis des Sprosses aus nach oben gesetzmässig zu- und dann abnimmt *(Salix, Robinia)* oder blos zunimmt *(Evonymus europaea).* Doch kommt bei wechselständiger Anordnung der Blätter die etwa vorhandene Anisophyllie stets dadurch zum Ausdrucke, dass die zenithwärts gerichtete Zweighälfte im Durchschnitte die kleineren, leichteren, die erdwärts gerichtete Zweighälfte die grösseren, schwereren Blätter trägt.

---

(Botan. Zeitung, 1880, S. 840—841) beschrieben worden. Doch geht schon aus meiner damaligen Beschreibung nicht nur der dorsiventrale, sondern auch der epinastische Charakter der Sprosse dieser Pflanze hervor.

Ich habe noch beizufügen, dass sowohl die Epinastie der Sprosse (verstärktes Wachsthum der Oberseite), als die Torsionen sich nicht im Internodium, sondern im Knoten vollziehen. Die convexe Krümmung der natürlich erwachsenen Sprosse an *Goldfussia anisophylla* lässt sich durch Umkehrung nicht aufheben; ob dieselbe nicht durch die Last der Sprosse verstärkt wird, habe ich nicht untersucht.

[1] Über die Grössenunterschiede der Blätter siehe weiter Göbel (l. c. S. 831).

[2] Wiesner, l. c. S. 14; Göbel, l. c. S. 240, Anmerkung. Auf die leicht zu übersehende Gesetzmässigkeit im Grössenverhältnisse dieses untersten Blattpaares komme ich weiter unten noch zurück.

[3] In einem später folgenden Abschnitte werde ich einen sehr ausgeprägten Fall von Anisophyllie bei wechselständiger Anordnung der Blätter vorführen.

Eine andere, complicirte Form der Anisophyllie, welche ausser Beziehung zu der hier zu erörternden lateralen Anisophyllie steht, werde ich im nächsten Abschnitt beschreiben.

Bei Axillarsprossen von *Strobilanthes scaber* ist nun die anfängliche Blattanordnung dieselbe, welche ich für *Goldfussia anisophylla* geschildert habe. Bei Annahme der fixen Lichtlage werden aber an solchen horizontalen oder stark gegen den Horizont geneigten Sprossen die Blätter in eine Ebene gelegt, und zwar durch Drehung der Internodien. Da nun, wie oben auseinandergesetzt wurde, die Blätter an jeder Hälfte des anisophyllen Sprosses in der Grösse abwechseln (siehe Taf. IV), indem jedes Blattpaar aus einem grossen und einem kleinen Blatte besteht und die bei Annahme der fixen Lichtlage erfolgende Verschiebung durch Torsion der Internodien zu Stande kommt, so ist ersichtlich, dass die auf einander folgenden Internodien in entgegengesetztem Sinne sich drehen müssen.

Aus diesen Auseinandersetzungen geht klar hervor, dass die Sprosse von *Strobilanthes scaber*, obgleich die Blätter derselben bei Annahme der fixen Lichtlage in eine Ebene zu liegen kommen, anisophyll sind, und es ist die Frage, wie die Ungleichblättrigkeit der Sprosse dieser Pflanze zu Stande kommt.

Es kann vor Allem keinem Zweifel unterliegen, dass hier Exotrophie im Spiele ist und jedes grössere Blatt eines Paares ursprünglich, im Vergleiche zum Mutterspross, das äussere (untere) war. Eine Aufhebung der Ungleichblättrigkeit durch Lageveränderungen der Sprosse ist nicht zu erzielen, und es kann hierdurch, wie bei *Goldfussia anisophylla*, höchstens eine Verminderung der Grössendifferenz der Blätter eines Blattpaares hervorgerufen werden.[1]

Auf einen merkwürdigen Specialfall der Ungleichblättrigkeit von *Strobilanthes scaber* komme ich weiter unten noch zu sprechen und möchte hier nur noch bemerken, dass die Ausbildungsweise der bei dieser Pflanze vorkommenden Sprosse

---

[1] Eine weitere Bestätigung dafür, dass bei dem Zustandekommen der Anisophyllie dieser Pflanze auch äussere Einflüsse mitwirken, wird weiter unten mitgetheilt werden.

grosse Ähnlichkeit mit denen der *Goldfussia anisophylla* besitzt. Während nämlich bei ersterer eine vollkommen zweireihige, laterale Anordnung der Blätter zu Stande kommt und die Blätter der stets geneigten Sprosse nach Annahme der fixen Lichtlage in einer Ebene liegen, zeigt sich bei der letzteren nur eine Annäherung an diese Zustände, indem die Blätter bei geneigter Lage der Sprosse allerdings die Tendenz haben, in einer Fläche sich auszubreiten, aber, so viel ich im Laufe der Jahre gesehen habe, doch vierreihig angeordnet bleiben: die grossen Blätter liegen in zwei benachbarten unteren (äusseren), die kleinen in zwei benachbarten oberen (inneren) Reihen.

Der vor wenigen Jahren entdeckte prachtvolle *Strobilanthes Deyerianus* Curt., den ich in Singapore und Buitenzorg in cultivirtem Zustande oft gesehen habe, stimmt im Habitus mit *Goldfussia anisophylla* nahe überein. Laterale Anisophyllie habe ich an demselben nie beobachtet. Hingegen habe ich bei einer, einem ganz anderen Verwandtschaftskreise angehörigen Pflanze vollkommene laterale Anisophyllie, genau in derselben Weise wie bei *Strobilanthes scaber* ausgebildet gefunden, und zwar bei *Cytharexylon quadrangulare* Jacq. (Verbenacee).

Die hier beschriebene laterale Anisophyllie von *Strobilanthes scaber* hat mich veranlasst, unter unseren Gewächsen nach derselben zu suchen. Es gelang mir nun in der That, diese Form der Anisophyllie an bei uns einheimischen Sträuchern zu finden, z. B. bei *Cornus*-Arten, am deutlichsten bei *Cornus sanguinea*, doch ist selbst hier eine aufmerksame Beobachtung zur Auffindung der Erscheinung erforderlich, und ich meine, dass ohne Kenntniss der grellen, in den Tropen beobachteten Fälle, die bei uns auftretenden sehr abgeschwächten Fälle kaum aufgefunden worden wären.

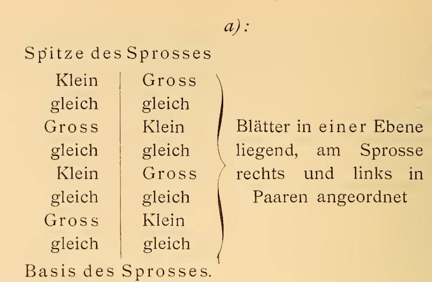
Bei *Cornus sanguinea* kommt nur schwache Anisophyllie vor, und nur gegen den Herbst zu wird, wie ich oben angegeben habe, dieselbe auffälliger. Die in decussirter Anordnung auftretenden Blätter stehen bei aufrechten oder wenig geneigten Sprossen entsprechend ihrer Entstehung in vier Reihen und die Blattflächen breiten sich mehr oder minder genau horizontal aus. Diese Lage des Blattes (fixe Lichtlage) ist, wie ich schon

vor Jahren nachgewiesen habe, von der Richtung des stärksten diffusen Lichtes des Standortes abhängig, und wenn dasselbe vom Zenith einfällt, so stehen die Blattflächen horizontal. Wenn aber das stärkste diffuse Licht schief einfällt, dann stehen die Blattflächen geneigt, nämlich senkrecht auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes. In diesem Falle kann es häufig sich ereignen, dass die Blätter eines schiefen Sprosses in Einer Ebene zu liegen kommen, und dann stehen sie nicht mehr vierreihig, sondern zweireihig und lateral.

Untersucht man einen solchen Spross genau, am zuverlässigsten durch Messung der einzelnen Blätter, so zeigt sich, dass hier Anisophyllie vorliegt, indem die Blätter aller oder bestimmter Paare ungleich werden. Ich betrachte zunächst den einfachsten Fall, dass nur jedes zweite Blattpaar deutlich anisophyll ist, während die zwischenliegenden Blattpaare entweder gar nicht oder nur in sehr geringem Grade von ungleichgrossen Blättern gebildet werden.

Dieser Fall ist in folgender Weise zu erklären. Es erscheinen die an schiefen Sprossen von *Cornus sanguinea* stehenden, in eine Ebene gelegten Blätter ihrer Anlage nach so, wie es jenem Typus entspricht, der oben für *Aesculus* und einige andere Holzgewächse angegeben wurde. Es sind nämlich an diesen schiefen Sprossen die Blätter des untersten Paares lateral, die des nächsten median, die folgenden wieder lateral angeordnet u. s. f. Indem nun die Blätter eines jungen Sprosses, welche sich noch in gekreuzt gegenständiger Stellung befinden, durch Annahme der fixen Lichtlage unter Drehung der Internodien zweireihig-lateral werden und dabei in eine Ebene zu liegen kommen, gelangt beim Weiterwachsen der Blätter die Exotrophie zur Geltung, und die der Anlage nach median gestellten Blätter werden ungleich gross, die der Anlage nach lateralen behalten hingegen die gleiche Grösse bei. Dabei wechseln die grossen Blätter mit den kleinen in der Lage ab nach folgendem leicht verständlichen Schema.

*a):*



Spitze des Sprosses

| | | |
|---|---|---|
| Klein | Gross | Blätter in einer Ebene liegend, am Sprosse rechts und links in Paaren angeordnet |
| gleich | gleich | |
| Gross | Klein | |
| gleich | gleich | |
| Klein | Gross | |
| gleich | gleich | |
| Gross | Klein | |
| gleich | gleich | |

Basis des Sprosses.

Diese Anordnung ist auf den Umstand zurückzuführen, dass die Internodien der betreffenden Sprosse bei Annahme der fixen Lichtlage der Blätter stets in demselben Sinne gedreht werden, nämlich entweder nach rechts oder nach links. Ich habe bei diesem Strauche immer nur die Beobachtung gemacht, dass die Drehung innerhalb eines Internodiums erfolgt, und dass alle darüber sich befindlichen Internodien diese Drehung passiv mitmachen. Kömmt dann ein seiner Anlage nach median gestelltes Blattpaar in die laterale Lage, in welcher es verharrt, so werden die darüber befindlichen lateralgestellten Blätter median und erst eine neuerliche Drehung bringt sie in die definitive laterale Lage.

Seltener kommt es vor, dass alle grossen Blätter von *Cornus sanguinea* der infolge Exotrophie anisophyllen Paare an einer Seite des zweireihig gewordenen Sprosses anzutreffen sind, welcher Fall nur eintreten kann, wenn die Internodien abwechselnd nach rechts und nach links gedreht wurden.

Es kann endlich auch der Fall eintreten, und gerade dieser Fall kommt ausserordentlich häufig vor, dass die zweireihig angeordneten Blätter, wie wir dies oben bei *Strobilanthes scaber* gesehen haben, nicht nur in den Längsreihen, sondern in den einzelnen Paaren alterniren. Auch dieser Fall kann nur zu Stande kommen, wenn die Drehung der Internodien abwechselnd nach rechts und links vor sich geht. Hier

muss aber die Frage gestellt werden, wieso es kommt, dass alle Paare anisophyll werden, da doch der Anlage nach laterale und mediane Paare mit einander abwechseln. In diesem Falle kommt aber nicht nur die Exotrophie zur Geltung, sondern es wirken auch äussere Einflüsse mit. Dieser Fall kann nur eintreten, wenn zu der abwechselnd nach rechts und links gehenden Drehung der Internodien sich eine solche Langsamkeit der Bewegung (Torsion der Internodien) gesellt, dass der Einfluss der Lage (zum Horizonte) an den der Anlage nach lateral gestellten Blätter, während sie die mediane Lage anstreben, sich geltend machen kann.

In diesem, wie gesagt, häufigen Falle ist ein Abwechseln grosser und kleiner Differenzen bezüglich der Blattlänge der consecutiven Paare bemerklich. Die Anordnung der ihrer Grösse nach verschiedenen Blätter einer solchen Sprosse ist folgendem Schema zu entnehmen.

*b):*

Spitze des Sprosses

| Ungleichheit der Blätter infolge äusserer Einflüsse | | | Ungleichheit der Blätter infolge von Exotrophie |
|---|---|---|---|
| | Gross | Klein........ | |
| ........ | klein | gross | |
| | Gross | Klein........ | |
| ........ | klein | gross | |
| | Gross | Klein........ | |

Basis des Sprosses.

Da die ihrer Anlage nach lateralen Blätter infolge äusserer Einflüsse ungleich werden können, so ist nicht daran zu zweifeln, dass auch die infolge der Exotrophie ungleich werdenden Blätter, während sie die mediane (oder angenähert mediane) Lage einnehmen, durch äussere Einflüsse in ihrem Grössenverhältnisse eine Änderung erfahren können.

Erst eine genaue Analyse der an schiefen Sprossen von *Cornus sanguinea* auftretenden Anisophyllie wird lehren, in welchem Grade die Exotrophie und die wirksamen äusseren Factoren bei dem Zustandekommen der Anisophyllie betheiligt sind; aber aus den bisher schon mitgetheilten Thatsachen lässt

sich der Schluss ableiten, dass in dem in Rede stehenden Falle das Zustandekommen der lateralen Anisophyllie dieses Strauches sowohl auf Exotrophie, als auf der Wirksamkeit äusserer Kräfte und Einflüsse beruht, welche im ungleichen Maasse auf die jeweilig oberen und unteren Blätter der Paare einwirken; und zwar gilt dies nicht nur für die ihrer Anlage nach median, sondern auch für die ihrer Anlage nach lateral gestellten Blattpaare.

Dass die zur lateralen Anisophyllie führende Drehung der Internodien entweder nach einer Richtung oder abwechselnd nach rechts und links erfolgt, kann nach meinen Beobachtungen nicht zweifelhaft sein. Die Ursache und die Mechanik dieser Drehungen bleibe einstweilen unerörtert.

Nach diesen Mittheilungen in Betreff der lateralen Anisophyllie bei *Cornus sanguinea* komme ich nochmals auf *Strobilanthes scaber* zurück. Unter den von mir nach Europa gebrachten Exemplaren dieser Pflanze finden sich auch solche, welche allerdings dem oben vorgeführten Typus entsprechen, indem nicht nur jedes Blattpaar aus je einem grossen und einem kleinen Blatte besteht, sondern auch in den beiden am Zweige auftretenden Längsreihen regelmässig grössere Blätter mit kleineren abwechseln. Die genannten Exemplare bieten aber noch eine andere Erscheinung dar: Die aufeinanderfolgenden Blattpaare sind nicht nur abwechselnd grösser und kleiner, sondern zeigen abwechselnd grössere und kleinere Differenzen in der Blattlänge, so dass eine Anordnung der in ihrer Grösse verschiedenen Blätter am Sprosse nachweisbar ist, welche dem obigen Schema *b)* entspricht.

Es kommt somit bei *Strobilanthes scaber* eine Form der lateralen Anisophyllie vor, welche genau der zuletzt beschriebenen von *Cornus sanguinea* entspricht.

Ein solches Exemplar von *Strobilanthes scaber* ist auf Tafel IV nach einer photographischen Aufnahme wiedergegeben.

Die Länge der Blätter eines solchen Sprosses sind der beifolgenden Zusammenstellung zu entnehmen, welche ich entsprechend dem Schema *b)* angeordnet habe.

Spitze des Sprosses

| 68 *mm* | 93 *mm* |
|---|---|
| **132** | 82 |
| 87 | **118** |
| **141** | 101 |
| 103 | **148** |
| **148** | 98 |
| 119 | **161** |
| **167** | 88 |

Basis des Sprosses.

Das betreffende Exemplar stammt von einem hoch aufgeschossenen Spross, an welchem die jungen Blätter abwechselnd median und lateral angeordnet waren.

Wie nun die Zusammenstellung lehrt, wechseln die Blattpaare derart ab, dass jedem Paare mit grösserer Längendifferenz (50, 40, 50, 79) ein Paar mit kleinerer Längendifferenz folgt (25, 31, 45, 42). In den ersteren Paaren befinden sich auch die vergleichsweise längeren Blätter. Die ersteren Paare verdanken ihre Ungleichheit in erster Linie der Exotrophie, die letzteren ausschliesslich der ungleichen Wirkung der äusseren Einflüsse auf die oberen und unteren Blätter der Paare.

An derartigen Sprossen sind nur die abwechselnden Paare durch Exotrophie anisophyll geworden. Die Drehung der Internodien ist aber auch hier, wie bei den oben beschriebenen Fällen der Anisophyllie dieser Pflanze, abwechselnd nach rechts und links erfolgt.

### III. Über secundäre Anisophyllie.

Eine merkwürdige Form von Anisophyllie beobachtete ich in Buitenzorg an einer dort cultivirten strauchartigen *Tabernaemontana* (*T. Wallichiana* St.?). Dieselbe besteht darin, dass nur ein Theil der Blätter durch die Exotrophie des tragenden Sprosses anisophyll wird, während ein anderer Theil durch die Exotrophie des Muttersprosses den anisophyllen Charakter annimmt.

Die Blätter dieser Apocynee sind gekreuzt gegenständig. Die von einem aufrechten, regelmässig gebauten Triebe (siehe Fig. 3, *H*) ausgehenden Blätter sind isophyll. Die von diesem

Triebe ausgehenden schiefen axillaren Seitentriebe ($S$, $S'$) sind in gewöhnlichem Sinne anisophyll, entsprechend dem oben angegebenen Typus *a)*. Hier sind die medianen Blattpaare anisophyll, hingegen die lateralen isophyll. Aber die von diesen Seitentrieben ausgehenden axillaren Nebenaxen ($s$, $s'$) sind mit durchaus ungleichen Blättern besetzt, indem nicht nur die

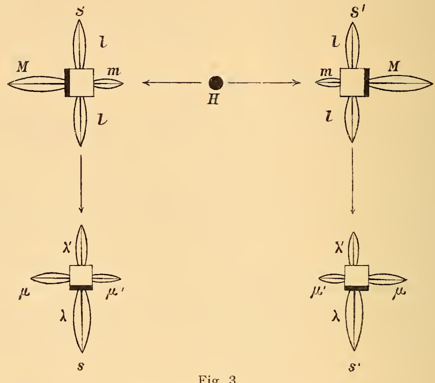



Fig. 3.

Diagramm der »secundären Anisophyllie« bei decussirter Blattanordnung und unveränderter Lage der Internodien. $H$ Hauptspross, von welchem die Seitensprosse erster Ordnung $SS'$ in der Richtung der Pfeile ausgehen. Von $SS'$ gehen die Seitensprosse zweiter Ordnung $ss'$ aus. $Mml$ wie in Fig. 1. An den Seitensprossen zweiter Ordnung ($ss'$) sind nicht nur die medianen Blattpaare, sondern auch die lateralen anisophyll.

medianen, sondern auch die lateralen Paare anisophyll werden. An dem Nebentriebe wird das äussere Blatt ($\lambda$) gross im Vergleiche zu dem inneren Blatte ($\lambda'$) infolge der eigenen Exotrophie des diese Blätter tragenden Sprosses; es wird aber auch das Blatt $\mu$ im Vergleiche zu dem Blatte $\mu'$ gross; es steht also das Blattpaar $\mu\mu'$ unter dem Einflusse der Exotrophie des Muttersprosses ($S$).

Nachdem ich diese merkwürdige Form der Anisophyllie kennen gelernt hatte, für welche ich den Namen »secundäre Anisophyllie« vorschlage, weil hier die Exotrophie des Muttersprosses noch im Tochterspross zur Geltung kommt, habe ich

nach meiner Zurückkunft aus Java unter unseren Gewächsen Umschau gehalten, um zu erfahren, ob diese etwas verwickelte Art der Ungleichblättrigkeit nicht auch an Gewächsen unserer Vegetation vorkommt.

Thatsächlich habe ich dieselbe aufgefunden, und zwar sowohl bei krautartigen, als auch bei Holzgewächsen. Ich beobachtete secundäre Anisophyllie bei *Viburnum Lantana*, *Cornus mas;* ferner an *Epilobium parviflorum* und *Mentha aquatica*. Ich zweifle nicht, dass bei aufmerksamer Beobachtung diese Erscheinung noch an zahlreichen anderen Pflanzen zu beobachten sein wird. Bei unseren Gewächsen habe ich die Erscheinung weniger auffällig als an der oben genannten *Tabernaemontana* ausgebildet gefunden.

Auch bei *Goldfussia anisophylla* kommt secundäre Anisophyllie vor, aber nur im untersten Internodium der Seitensprosse. Dieses Internodium steht, wie schon oben angegeben wurde, noch unverwendet gegen den Muttersposs, d. h. die an demselben auftretenden Blättchen befinden sich noch in der ursprünglichen lateralen Stellung. Diese beiden lateral gestellten Blättchen sind nahezu gleich und im Vergleiche zu den später folgenden klein. Bei genauer Betrachtung findet man aber eines grösser als das andere, und zwar ist das grössere mit Rücksicht auf den Muttersposs, wie es die secundäre Anisophyllie fordert, das äussere (siehe S. 642, zweite Anmerkung).

## IV. Über die Verbreitung der Anisophyllie im tropischen Gebiete.

Bei meinen Untersuchungen über das Auftreten der Anisophyllie unter den tropischen Gewächsen fiel es mir alsbald auf, dass an tropischen Bäumen mit immergrünem Laube diese Erscheinung selten ist und, abgesehen von Ausnahmsfällen, wie bei den ternifoliaten Gardenien, wo die Anisophyllie einen ganz specifischen Charakter an sich trägt und eine ganz besondere biologische Aufgabe zu erfüllen hat, nur in sehr abgeschwächter Form auftritt.

Vergleicht man beispielsweise unsere Ahorne, überhaupt die *Acer*-Arten mit sommergrünem Laube mit den tropischen, immergrünen, z. B. mit *Acer oblongum* Hort. Calcutt. und *A. lauri-*

*num* Hassk., so ergibt sich, dass die ersteren im hohen Grade anisophyll sind, während die letzteren eine kaum erkennbare Anisophyllie aufweisen. Diese Ahorne haben überhaupt den typisch tropischen Charakter, indem die jungen, bis zur Erreichung einer beträchtlichen Länge noch weichen halbmeristematischen Blätter schlaff herabhängen und sich erst spät aufrichten. Die von mir beobachteten Exemplare der tropischen *Acer*-Arten waren nur schütter belaubt. Auch an den anderen tropischen Bäumen, welche schwache Anisophyllie erkennen liessen, machte sich eine nur schüttere Belaubung erkennbar. So an *Vitex vestita* Wall. (Verbenaceen), *Cordia scaberrima* H. B. K. (Cordiaceen), *Tabernaemontana floribunda* Bl. (Apocyneen), *Weinmannia* sp. (Saxifrageen), *Gardenia lucida* Rob. (Rubiaceen) etc. Ich werde in einem folgenden Abschnitte zeigen, dass die Anisophyllie für dichtbelaubte immergrüne Bäume ein ungünstiges Verhältniss ist und bei diesen sich nur mit schütterer Belaubung verträgt.

Während also im grossen Ganzen die tropischen Bäume nicht zur Anisophyllie neigen, da dieses Formverhältniss für sie kein günstiges ist, finden wir an tropischen Halbsträuchern und überhaupt an Gewächsen mit geringer Laubmasse, z. B. bei *Goldfussia*, *Barliera*, *Strobilanthes* (Acanthaceen), *Cytharexylon* (Verbenaceen), *Urtica* u. v. A. die Anisophyllie häufig und oft in sehr starkem Maasse ausgebildet.

Während den letztgenannten Kategorien angehörige Gewächse mit wechselständiger Blattanordnung nach den in Europa gemachten Erfahrungen im Allgemeinen wenig zu Anisophyllie neigen, sind tropische Pflanzen dieser Kategorie selbst bei wechselständiger Blattanordnung oft in höchst auffallendem Grade anisophyll. So wird in Buitenzorg unter der Nummer 3293 eine *Urtica*-Art aus Saharunpore cultivirt, deren wechselständige Blätter an den Ober- und Unterseiten der geneigten Sprosse nicht selten ein Längenverhältniss von 1:3, manchmal sogar von 1:5 darbieten.

### V. Bemerkungen über die Ursachen und über die biologische Bedeutung der Anisophyllie.

Die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen haben nicht nur zur Auffindung neuer Typen der Anisophyllie geführt und

zu Wahrnehmungen über an Pflanzen unserer Vegetation auftretende Formen dieser Erscheinung, welche ohne Kenntniss der tropischen Typen wahrscheinlich uns noch lange unbekannt geblieben wären; sie gewähren uns auch ein tieferes Verständniss der Ursachen und der biologischen Bedeutung dieses merkwürdigen und weit verbreiteten Formverhältnisses.

Wie ich schon bei einer anderen Gelegenheit auseinandersetzte,[1] wird man unter Anisophyllie am zweckmässigsten nur jene Formen der Ungleichblättrigkeit der Sprosse zu verstehen haben, welche durch die Lage zustande kommen, wobei aber Lage im doppelten Sinne zu nehmen ist: nämlich als Lage des anisophyllen Sprosses zum Horizont, durch welche eine Reihe von äusseren Einflüssen auf die betreffenden Organe gegeben sind, und als Lage des anisophyllen Sprosses zu seiner Abstammungsaxe.

Alle anderen Formen der Ungleichblättrigkeit der Sprosse, welche entweder auf Verschiedenheit des Mediums, in welchem die Blätter sich befinden, oder auf Organisationseigenthümlichkeiten besonderer Art, welche von Einflüssen der Mutteraxe unabhängig sind, zu Stande kommen (z. B. Laub von *Lepidium perfoliatum*), seien als Heterophyllie der Anisophyllie gegenübergestellt.

Einige der vorgeführten Fälle liefern neue Beweise dafür, dass eine Bethätigung äusserer Einflüsse bei dem Zustandekommen der Anisophyllie vorhanden ist.

Ich habe hier vor allem jene Fälle der oben beschriebenen lateralen Anisophyllie im Auge, in welchen die Blätter aller Paare ungleich sind und auch in den Längsreihen stets grosse und kleine Blätter mit einander abwechseln, aber dennoch alle Blattanlagen der decussirten Anordnung folgen. Jedes zweite Blattpaar ist median und entsprechend der Exotrophie anisophyll. Wie kommt es aber, dass die dazwischen liegenden Blattpaare, welche der Anlage nach lateral sind, ebenfalls anisophyll werden? Die Anlagen dieser Blätter sind gleich gross, und wenn sie während ihrer Entwicklung die gleiche Lage gegen den

[1] Anisomorphie, l. c. S. 694 ff. und Ber. der Deutschen botan. Gesellsch. Bd. X (1892), S. 553.

Horizont beibehalten, so bleiben sie gleich, auch im vollkommen ausgebildeten Zustande. Wenn aber die Blätter eines solchen lateralen Paares in Folge langsamer Drehung der Internodien längere Zeit hindurch eine verschiedene Lage gegen den Horizont einnehmen — man kann ja eine Zeit hindurch an dem sich drehenden Blattpaare ein oberes und ein unteres Blatt unterscheiden — so wird ein solches Blattpaar trotz der lateralen Anlage anisophyll.

Die Tendenz zu durchaus lateraler Anordnung ursprünglich gekreuzt-gegenständiger Blätter ist nach meinen Erfahrungen desto grösser, je geringer das Gewicht (und dementsprechend die Grösse) des Blattes ist, und je schwächer die Internodien ausgebildet sind.

Ein sehr lehrreiches Beispiel bieten in dieser Beziehung die Sprosse von *Sambucus nigra*. Schiefe Sprosse mit dicken Internodien und schweren, grossen Blättern behalten im ausgewachsenen Zustande die decussirte Blattstellung bei, und werden in diesem Zustande stark anisophyll, wobei nur die median gestellten Blattpaare ungleichblättrig werden, während die lateralen Blätter gleichen Alters in der Grösse übereinstimmen. Anders ist es, wenn die Internodien dünn, die Blätter leicht und klein sind. Solche Spielarten finden sich häufig vor. An denselben zeigt sich eine starke Tendenz zu lateraler, zweireihiger Anordnung der Blätter, wobei die Anisophyllie entweder aufgehoben, oder sehr geschwächt wird. Hingegen sieht man an schiefen Sprossen von *Ligustrum vulgare* die Zweireihigkeit der Blätter fast immer eintreten, gewöhnlich ohne direct sichtbarer Anisophyllie, und nur die im Herbste zur Entwicklung gekommenen, der Anlage nach medianen Blätterpaare, zeigen in Folge von Exotrophie hin und wieder deutliche Anisophyllie.

An grossblättrigen Gewächsen mit decussirter Blattanordnung (*Catalpa syringaefolia*, *Paulownia imperialis*, *Aesculus hippocastanum* etc.) lehren die lateralen Blattpaare häufig, dass äussere Kräfte in den Process der Anisophyllie eingreifen können. Werden die Blätter lateraler Paare aus ihrer, gegen die tragende Axe gleichen Neigung herausgebracht, z. B. durch ungleichen Einfall des stärksten auf sie einwirkenden diffusen Lichtes, so werden sie ungleich gross, indem das nach abwärts geneigte Blatt eine grössere Masse gewinnt,

als das entgegengesetzt orientirte. Da die Lage dieser Blätter gegen die Abstammungsaxe, trotz der Verschiedenheit der Neigung zum Horizonte sich nicht geändert hat, — sie sind eben nach wie vor laterale Blätter — so kann (wenn nicht secundäre Anisophyllie im Spiele ist, und dies lässt sich ja stets constatiren) nur durch die ungleiche Wirkung äusserer Einflüsse auf das obere, beziehungsweise untere Blatt Ungleichblättrigkeit solcher lateraler Blattpaare hervorgerufen worden sein.

Eine vollständige Analyse der die Anisophyllie bedingenden äusseren Einflüsse und Kräfte ist noch nicht durchgeführt. Nur schrittweise nähern wir uns hier wie in anderen Fällen, wo eine in einfacher Form uns entgegentretende Erscheinung auf dem Zusammenwirken zahlreicher äusserer Einflüsse und innerer, in der Organisation der Pflanze begründeter Processe beruht, dem Ziele einer vollständigen Erklärung.

Ich möchte hier nur bezüglich der die Anisophyllie bedingenden äusseren Kräfte und Einflüsse dem, was ich hierüber bei einer früheren Gelegenheit[1] mittheilte, beifügen, dass meine photometrischen Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete,[2] mich näher bekannt machten mit dem Einfluss, den die Intensität des Lichtes auf die Anisophyllie ausübt.

Die Entwicklung der bisher untersuchten Dicotylen-Laubblätter führte zu dem Ergebniss, dass unter sonst gleichen äusseren Verhältnissen, die Blattgrösse mit der Lichtintensität bis zu einer bestimmten Grenze zunimmt. Die optimale Lichtintensität ist je nach der Pflanzenart verschieden, und konnte in einzelnen Fällen noch nicht aufgefunden werden, in welchen Fällen die Blattfläche desto grösser wird, je höher die Intensität des wirksamen Lichtes ist.

Nach Versuchen, welche ich mit Ahornen *(Acer platanoides* und *A. Pseudoplatanus)* anstellte, sind die unteren (äussern) Blätter schiefer Seitensprosse einer durchschnittlich beträchtlich grösseren Lichtintensität als die oberen (innern) ausgesetzt, und die wahrgenommenen Lichtunterschiede sind, wie vergleichende Versuche gelehrt haben, so beträchtlich, dass sich hieraus

1 Anisomorphie, S. 696—702.

2 I. Abhandlung, diese Sitzungsber., Bd. 102 (1893), S. 326—346.

allein ein Verhältniss der Flächengrösse der Blätter eines (medianen) anisophyllen Paares von beiläufig 4:3 berechnen lässt. Der factische Unterschied kann aber selbstverständlich unter den im Versuche herrschenden Verhältnissen ein beträchtlich grösserer sein.

Ich muss hier leider darauf verzichten, die betreffenden Zahlenwerthe anzugeben; es würde dies die dieser Abhandlung gezogene Grenze zu weit überschreiten. Ich werde aber in der Fortsetzung meiner photometrischen Untersuchungen diesen Gegenstand eingehend abhandeln.

Was nun die inneren Wachsthumsursachen, welche bei dem Zustandekommen der Anisophyllie thätig sind, anbelangt, so haben auch meine hier mitgetheilten Untersuchungen eine weitere Bestätigung für die Thatsache gebracht, dass dieselben sich mit der Exotrophie decken.

Ganz neu ist die Auffindung, dass die Exotrophie des Muttersprosses auch im Tochtersprosse noch wirksam sein könne, während bisher nur die Exotrophie des eigenen Sprosses nachweislich gewesen war.

Nach den bisherigen Untersuchungen musste die Anisophyllie als eine Erscheinung aufgefasst werden, bei deren Zustandekommen äussere und innere Ursachen thätig sind. Das Studium der ternifoliaten Gardenien hat aber gelehrt, dass die Anisophyllie auch ausschliesslich auf Exotrophie beruhen könne. Es ist dies ein Grenzfall, dem sich die bekannte Ungleichblättrigkeit der *Goldfussia anisophylla* schon enge anschliesst. Der entgegengesetzte Grenzfall, dass das Laub eines Sprosses ausschliesslich durch die Wirksamkeit äusserer Kräfte und Einflüsse anisophyll werden könne, ist bisher in der Natur noch nicht beobachtet worden, ist aber theoretisch denkbar und künstlich herstellbar. Nur insoferne ist derselbe in der Natur realisirt, als die Anisophyllie der ihrer Anlage nach lateralen Blätter eines Sprosses durch Lageänderungen thatsächlich anisophyll werden können, wie oben gezeigt wurde. —

Es sei nun an dieser Stelle gestattet, auf einige in der Organisation der Pflanze begründete Eigenthümlichkeiten hinzuweisen, welche wahrscheinlich begünstigend auf die phylo-

genetische Entstehung der Anisophyllie eingewirkt haben dürften.

Es ist nämlich höchst auffällig und wurde von mir schon vor langer Zeit[1] hervorgehoben, dass gerade Gewächse mit grossen, schweren Laubblättern (*Paulownia, Catalpa, Aesculus* etc.) in sehr ausgeprägtem Maasse anisophyll werden. Gewächse mit kleinen leichten Laubblättern sind hingegen — wenn zunächst von der sogenannten habituellen Anisophyllie abgesehen wird — nicht, oder nur in schwachem Grade anisophyll, so dass erst durch eine sehr eingehende, mit Messung oder Wägung verbundene Untersuchung die Ungleichblättrigkeit constatirt werden kann. So verhalten sich beispielsweise *Ligustrum vulgare, Symphoricarpus racemosa*, wo, wie wir gesehen haben, die Anisophyllie erst an den im Herbste herangewachsenen Blättern deutlicher oder überhaupt erst hervortritt. Etwas kenntlicher ist die Anisophyllie bei *Cornus sanguinea* u. a., wo die Blätter doch schon im Vergleiche zu den letztgenannten gross und schwer sind.

Bei diesen Gewächsen mit leichtem Laube ist häufig auch noch eine andere Eigenthümlichkeit wahrzunehmen: Ihre Internodien haben in hohem Grade die Eignung zu Torsionen, so dass bei denselben die ursprüngliche vierreihige Anordnung der Blätter leicht in die oben oft genannte lateral-zweireihige übergehen kann. Diese Eigenschaft haben die Gewächse mit schwerem Laube in der Regel nicht, oder nur in sehr geringem Grade, so dass bei ihnen die Blätter vollständig, oder nahezu in jener Lage verharren, welche der Anlage entspricht. Diese Typen sind aber, mit Hinweis auf das oben (S. 654) geschilderte Verhalten gross- und kleinblättriger Formen von *Sambucus nigra*, durch zahlreiche Übergänge verbunden.

Die aufrechten Sprosse, sowohl der schwer- als der leichtlaubigen Gewächse, behalten die ursprüngliche Blattstellung bei. Hingegen bieten die ersteren, im Vergleiche zu den letzteren ein verschiedenes Verhalten dar, wenn die Sprosse schief gestellt sind. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Gewächsen mit decussirter Blattanordnung. Die schwerlaubigen Gewächse behalten auch in schiefer Lage des Sprosses die

[1] Einfluss der Erdschwere etc., S. 9 ff.

ursprüngliche Blattstellung mehr oder minder vollständig bei, die leichtlaubigen werden unter Drehung der Internodien mehr oder minder vollständig lateral-zweireihig beblättert. Die Blätter der ersteren erreichen die fixe Lichtlage ebenso, wie die der letzteren. Aber die schwerblättrigen Gewächse erreichen die fixe Lichtlage unter Ausbildung der Anisophyllie, die leichtblättrigen bleiben bei Annahme der fixen Lichtlage isophyll, oder zeigen Anisophyllie nur in schwachem Grade oder gar nicht, oder in einer anderen specifischen Anpassungsform (siehe unten: Tanne, *Selaginella*).

Man wird es nunmehr verständlich finden, warum die schwerblättrigen Gewächse mit schwer drehbaren Internodien im hohen Grade anisophyll werden können; es sind eben die äusseren Bedingungen für den Eintritt der Anisophyllie bei diesen Gewächsen während der ganzen Entwicklung des Laubes vorhanden; während bei den kleinblättrigen Gewächsen an schiefen Sprossen die Tendenz vorhanden ist, die Blätter in eine Ebene zu zwingen (senkrecht auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes), wodurch die äusseren Bedingungen für den Eintritt der Anisophyllie aufgehoben werden. Je vollständiger und je rascher die Blätter aus der decussirten Anordnung durch die äusseren Einflüsse in eine Ebene gebracht wurden, desto mehr nähert sich die Ausbildung ihres Laubes der vollständigen Isophyllie, wie man an leichtblättrigen Lonicereen und namentlich auffallend an geneigten Trieben von *Gentiana asclepiadea* und vielen anderen Gewächsen sehen kann.

Da nun ausgesprochene Isophyllie stets mit grosser Zähigkeit festgehalten wird, und die Anisophyllie durch geänderte Einflüsse meist nur schwer vergrössert, verringert oder aufgehoben und in einzelnen Fällen (ternifoliaten Gardenien) durch äussere Einflüsse gar nicht geändert werden kann, so ist wohl gewiss, dass sowohl die Isophyllie, als die Anisophyllie im verschiedenen Grade successive erworbene, erblich gewordene Eigenthümlichkeiten repräsentiren.

Da die Anisophyllie sich nur dort ausbildet, wo sie zweckmässig ist, so wird es begreiflich, dass sich keine allgemeine

Regel für ihr Vorkommen finden lässt. Es wurde oben gezeigt, dass schwerlaubige Gewächse zur Anisophyllie neigen, und die oben namhaft gemachten Fälle sind wohl auch einleuchtend. Allein für tropische immergrüne Holzgewächse ist die Anisophyllie ein ungünstiges Verhältniss, weil dieselbe einen Verzweigungsmodus (Hypotrophie der Sprosse oder doch mediane Verzweigung) begünstigt, welcher mit Rücksicht auf die Beleuchtungsverhältnisse solcher Bäume unzweckmässig ist. Wie wir gesehen haben, ist auch die Anisophyllie unter den tropischen immergrünen Gewächsen selten, und es ist kein Zufall, wenn wir sie bei Bäumen mit sehr schütterem Laube, wo sie allerdings nur in schwachem Grade ausgebildet ist, antreffen. Hingegen ist sie bei grossblättrigen Gewächsen mit abfallendem Laube eine gewöhnliche Erscheinung; sie ist aber hier auch zweckmässig angebracht, da solche Gewächse zeitweise Licht genug empfangen, um bis zu einem gewissen Grade selbst eine hypotrophe Verzweigung zuzulassen.

Ich erblicke in der Anisophyllie eine Erscheinung, welche allerdings durch äussere Einflüsse hervorgerufen, oder besser gesagt, inducirt wird oder wurde, die aber erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zu prägnanter oder gar auffälliger Ausbildung gelangen kann. Dies gilt für die gemeine Anisophyllie, wie wir sie bei *Aesculus* finden, es gilt für die sogenannte habituelle Anisophyllie, es gilt dies für die exorbitante Anisophyllie der ternifoliaten Gardenien. Die gemeine Anisophyllie ist der am wenigsten, die exorbitante Anisophyllie der am meisten fortgeschrittene Fall. Der erstere wird durch äussere Einflüsse noch beeinflusst; der letztere erscheint uns nur mehr als eine vererbte, nicht mehr zu ändernde Eigenschaft.[1]

Ich habe aber dieser Auffassung, um nicht missverstanden zu werden, noch zweierlei beizufügen.

Erstlich: Ich habe oben angegeben, wie man sich die phylogenetische Entwicklung der Anisophyllie vorstellbar machen kann. Die dort gegebene Vorstellung betrifft einen sehr einfachen Fall. Ich bin nun weit entfernt zu behaupten, dass die phylogenetische Entwicklung der gemeinen Anisophyllie wirk-

[1] Anisomorphie, S. 696 und 697.

lich so stattgehabt haben müsse, nämlich blos in dieser Form denkbar sei; noch weniger aber will ich behaupten, dass der angeführte Entwicklungsmodus für alle Fälle der Anisophyllie Geltung haben müsse. Es ist ganz selbstverständlich, dass die Anisophyllie der Tanne oder der Selaginellen nach dem angegebenen Modus nicht, oder nur auf grossem Umwege phylogenetisch entstanden sein kann.

Zweitens: Die Exotrophie kann sich selbstverständlich auch ganz unabhängig von der Anisophyllie ausbilden; sie dient ja auch, wie ich schon in meiner ersten Schrift über Exotrophie angegeben habe, ganz anderen Zwecken.

Bei jenen Coniferen, welche die Tendenz zu lateraler Blattanordnung aufweisen, z. B. bei der Tanne, ist trotz der Kleinblättrigkeit Anisophyllie vorhanden. Dieselbe beruht sichtlich vor allem auf Exotrophie, es sind die äusseren Blätter die grösseren. In wie weit die Lage zum Horizont diese Anisophyllie begünstigt, müsste erst experimentell geprüft werden; da aber die ungleiche Lage der äusseren (unteren), und der inneren (oberen) Blätter gegen den Horizont gewöhnlich nur kurz anwährt, so dürfte im günstigsten Falle der hiedurch bedingte Einfluss — abgesehen von der möglicherweise sehr starken Beeinflussung durch die Beleuchtung — auf die Ungleichblättrigkeit nur ein geringer sein. Die Zweckmässigkeit der Anisophyllie dieser Gewächse ist sehr augenfällig: Indem die Blätter die Tendenz haben sich lateral zu stellen, können in Folge dichter Blattstellung sämmtliche Blätter nur dann mit Licht versorgt werden, wenn die unteren Blätter gross, die oberen klein sind. Auch die Anisophyllie der Selaginellen dient demselben Zwecke.

Die Neigung zu anisophyller Sprossbildung ist bei den Pflanzen in sehr verschiedenem Grade ausgebildet. Bei Dicotylen häufig vorkommend, fehlt sie, soviel ich gesehen habe, den Monocotylen und scheint bei den Gymnospermen nur in einzelnen Gruppen der Coniferen aufzutreten, desgleichen bei den Pteridophyten. Unter den Dicotylen ist die Tendenz zu starker Anisophyllie, nicht nur nach der Lebensweise, sondern auch nach den Familien verschieden. Wir haben gesehen, dass die Acerineen mit jährlich wechselndem Laube stark anisophyll

sind, hingegen die tropischen, immergrünen *Acer*-Arten eine sehr schwache, oft kaum wahrnehmbare Anisophyllie besitzen.

Wie ferner gleichfalls schon oben erwähnt wurde, sind überhaupt die tropischen immergrünen Bäume zur Anisophyllie viel weniger geneigt, als unsere sommergrünen Laubbäume, besonders jene, welche grosse schwere Laubblätter besitzen. Die Anisophyllie verträgt sich eben nicht, oder nur schwer mit jenen Verzweigungsformen, die in Folge der Beleuchtungsverhältnisse für immergrüne Bäume erforderlich oder zulässig sind; sie verträgt sich aber wohl mit den Verzweigungsformen unserer sommergrünen, also das Laub abwerfenden Laubbäumen.

Ich werde in einer später folgenden Abhandlung den Zusammenhang zwischen dem Lichtgenuss und der Verzweigung tropischer Gewächse, über welchen Gegenstand ich in Buitenzorg eingehende Studien gemacht habe, ausführlich erörtern.

Dass in einzelnen Verwandtschaftskreisen eine besonders stark ausgeprägte Neigung zur Anisophyllie herrscht, lehren die Acanthaceen, wo einzelne Gattungen sich durch eine geradezu extreme Ungleichblättrigkeit auszeichnen. Bei einigen Acanthaceen kann, wie wir gesehen haben, die Anisophyllie so tief in der Organisation wurzeln, dass sie selbst dann noch in starker Ausprägung vorkommt, wenn die Sprosse zweireihig-lateral beblättert sind und alle Blätter des Sprosses die gleiche Neigung gegen den Horizont angenommen haben *(Strobilanthes scaber)*.

Die in Betreff der biologischen Bedeutung der Anisophyllie gewonnenen Resultate seien hier noch übersichtlich zusammengestellt.

1. Soweit die bisherigen Erfahrungen reichen, dient die Anisophyllie der Herstellung günstiger Beleuchtungsverhältnisse der Blätter.

2. Für grossblättrige Holzgewächse mit abwerfendem Laube ist die Anisophyllie ein günstiges Verhältniss, weil hier die fixe Lichtlage der Blätter ohne Drehung der Blattstiele und ohne Drehung der Internodien, also unter Beibehaltung der Blattstellung vor sich gehen kann.

3. Bei vielen kleinlaubigen Gewächsen mit gut ausgebildeten Internodien kommen die Blätter unter Annahme der fixen Lichtlage in Lagen, unter welchen Anisophyllie nicht, oder nur in schwachem Grade zur Ausbildung gelangen kann.

4. Bei Gewächsen mit kleinen, dichtgedrängt stehenden Blättern (Tanne, Selaginellen) hat die Anisophyllie den Zweck, infolge der Kleinheit der oberen Blätter die Beleuchtung der unteren zu ermöglichen.

5. Immergrüne Laubbäume sind wegen der Beleuchtungsverhältnisse auf Verzweigungsformen angewiesen, welche sich mit Anisophyllie nicht, oder nur schwer vertragen. Laubbäume mit abwerfendem Laube, lassen aber infolge der Beleuchtungsverhältnisse Verzweigungsformen zu, welche durch die Anisophyllie begünstigt werden, oder mit derselben verträglich sind. Deshalb tritt unter den tropischen Laubbäumen gewöhnliche Anisophyllie seltener und weniger ausgeprägt, als unter unseren Laubbäumen auf.

6. Bei den ternifoliaten Gardenien hat die Anisophyllie augenscheinlich den Zweck, durch Umwandlung der gegenständigen Blattpaare in dreigliedrige Scheinwirtel eine dem Bedürfniss der Pflanze angepasste Vergrösserung der assimilirenden Blattfläche, oder überhaupt eine der Lebensweise der Pflanze zusagende Oberflächengrösse des Laubes herzustellen.

7. Die laterale Anisophyllie leistet der Pflanze keinen besonderen Dienst; sie erscheint nur als Consequenz des morphologischen Charakters des betreffenden Gewächses, welches aus der Anisophyllie solange Nutzen zieht, als die ursprünglich mehrreihige Anordnung der Blätter erhalten bleibt.

---

# Erklärung der Tafeln.

### Tafel I.

Ein Spross der *Gardenia Stanleyana* Hook. $^1/_3$ nat. Grösse.

$SS_1S_2\ldots$ Glieder des Sympodiums $bbb'$ unterster dreiblättriger Scheinquirl; $b_1b_1b'_1$ darauffolgender Scheinquirl. $BB$ Blüthen.

In den Achseln der gegenständigen Blätter $bb$ kommen zwei Axillarsprosse zur Entwicklung; der eine ($s$) erscheint als Seitenspross, der andere ($S_1\ldots$) setzt die Axe $S$ sympodial fort.

An dem dreiblätterigen Scheinquirl $bbb'$ sind $b$ und $b$ die beiden gegenständigen Laubblätter; das Blatt $b'$ gehört dem anisophyllen gegenständigen Blattpaare des mit der Blüthe $B$ endigenden Terminalsprosses an. $b'$ ist gross laubartig, wie $b$ und $b$; das dem Laubblatte $b'$ gegenüberstehende reducirte Blättchen ist so klein, dass es in der Zeichnung nicht sichtbar ist.

In den Achseln der Blätter $b_1b_1$ ist der in dem tieferen Stockwerk als Seitenspross ($s$) zur Entwicklung gekommene Axillartrieb nicht ausgebildet, wohl aber im nächsten Stockwerke.

### Tafel II.

Ein Laubspross von *Gardenia Palenkahuana* Teijsm. et Binn. $^1/_3$ nat. Grösse. $SS_1S_2\ldots$ Glieder des Sympodiums. Diese sympodiale Axe $SS_1S_2\ldots$ ist mit 3 dreigliedrigen Blattwirteln (Scheinwirteln) I, II, III und den gegenständigen Blättern $b_xb_x$ besetzt, welche zwischen sich die normalsituirte Terminalknospe $a$ aufnehmen.

In dem Scheinwirtel I sind $bb$ die normalen gegenständigen Blätter; $b'$ gehört einem anisophyllen Blattpaare an, welches an dem reducirten Terminaltrieb $t$ sich befindet. Das diesem Laubblatte $b'$ gegenüberstehende Blatt, bis zum Verschwinden reducirt, ist in der Zeichnung nicht deutlich zu sehen.

$s_1$ ist ein Axillartrieb, welcher in der Achsel des rechtsliegenden Blattes $b$ entstanden ist. $S_1$ ist ein die Axe $S$ fortsetzender Axillartrieb, welcher in der Achsel des links liegenden Blattes gebildet wurde.

Im Scheinwirtel III sind die Verhältnisse genau so wie in I.

Im Scheinwirtel II ist aber der dem Seitentriebe $s_1$ entsprechende Axillartrieb nicht zur Ausbildung gelangt.

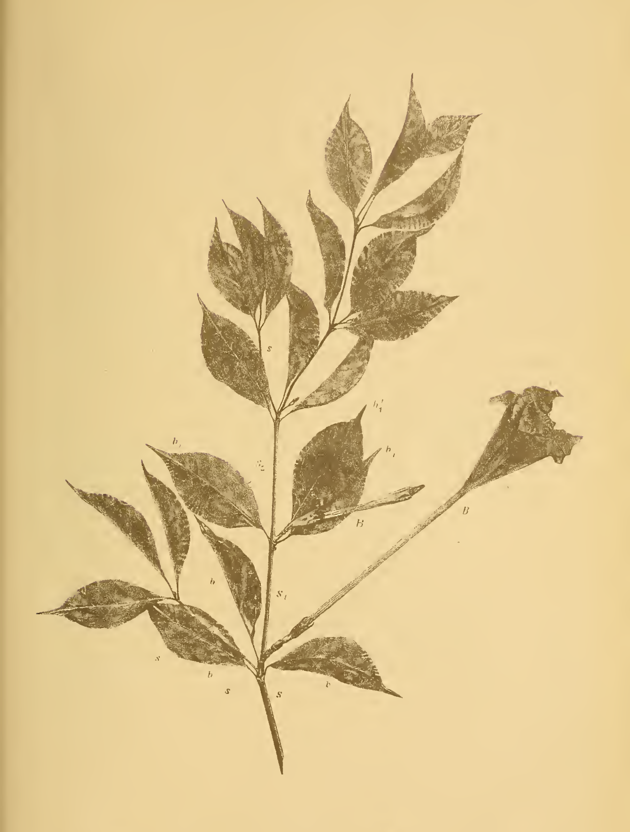
Die normal situirte Terminalknospe $a$ hat kein anisophylles Blattpaar erzeugt, wesshalb die Endblätter des Sprosses gegenständig sind und am Sprossende kein Scheinquirl ausgebildet wird.

### Tafel III.

Ein Laubspross von *Gardenia Palenkahuana.* $^1/_3$ nat. Grösse. An diesem Sprosse wurden nur jene Axillarsprosse ausgebildet, welche an dem Aufbau der sympodialen Axe $SS_1 S_2 S_3$ Antheil nehmen. Die Buchstabenbezeichnung wie auf Tafel II.

### Tafel IV.

Ein Laubspross von *Strobilanthes scaber* Nees. $^1/_3$ nat. Grösse. Die ursprüngliche decussirte Blattstellung ist infolge Drehung der Internodien in eine lateral-zweireihige übergegangen. Alle Blätter liegen in einer Ebene. *Aa* ein anisophylles Blattpaar mit grosser, *A'a'* ein anisophylles Blattpaar mit kleiner Längendifferenz.




Nach photogr. Aufnahme gez.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.



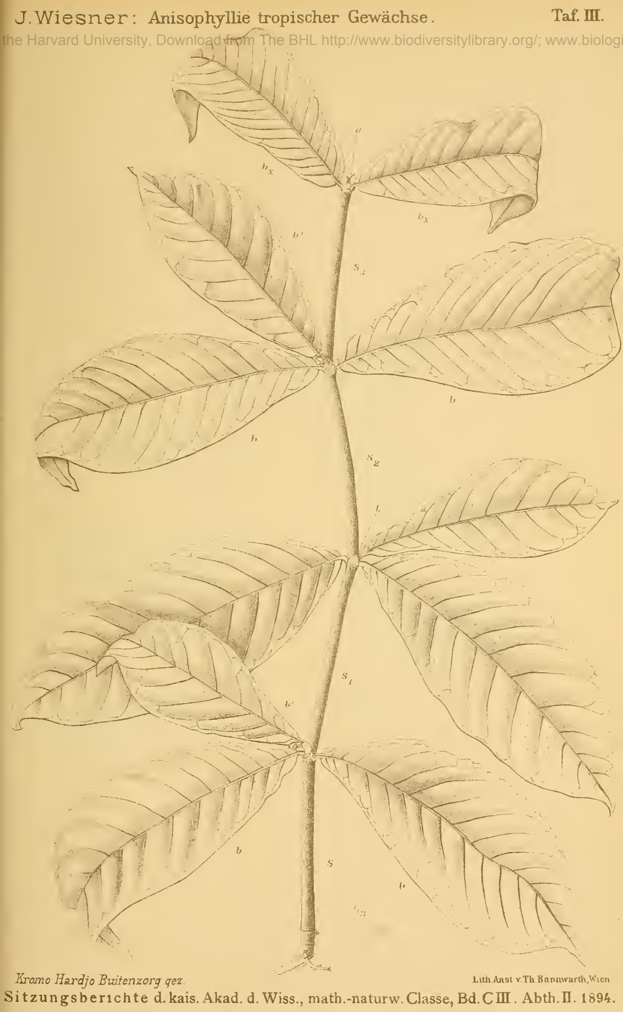
J. Wiesner: Anisophyllie tropischer Gewächse Taf. II.



*Kromo Hardjo Buitenzorg gez.* Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

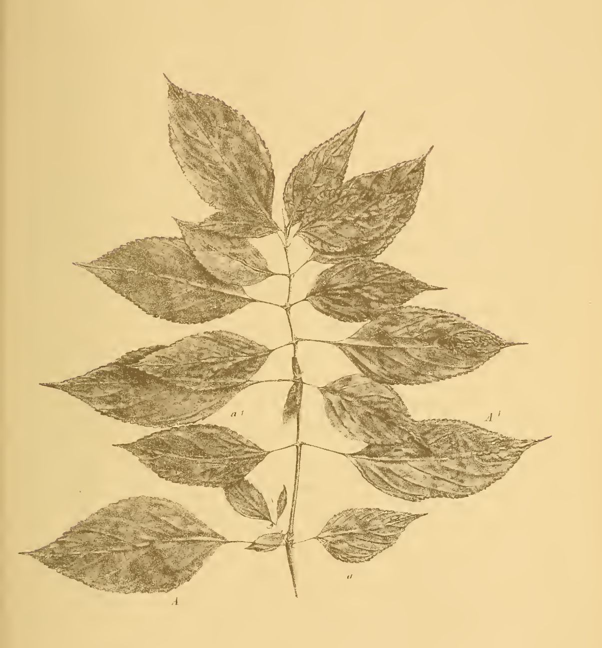
Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Bd. C III Abth. III. 1894.






*Kramo Hardjo Buitenzorg gez.* Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien






Nach photogr. Aufnahme gez.